

## ЛОКАЛЬНЕ САМОВІДНОВЛЕННЯ ПОПУЛЯЦІЙ *SOLDANELLA HUNGARICA* SIMONK. (*PRIMULACEAE*) В ЕКСПЕРИМЕНТІ (УКРАЇНСЬКІ КАРПАТИ)

ГЕННАДІЙ ГЕОРГІЙОВИЧ ЖИЛЯЄВ

Жиляєв Г. Г. Локальне самовідновлення популяцій *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*) в експерименті (Українські Карпати) // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2012. – Том 3(10), № 1. – С. 47-58. – ISSN 2220-3087.

За результатами багаторічного експерименту, на прикладі модельної популяції *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*), досліджені закономірності та визначені характерні етапи її самовідновлення після фрагментарних руйнувань. Показано, що навіть у випадках повного знищення окремих локусів, це не призводить до істотної дестабілізації загальнопопуляційних процесів і не загрожує втратою життєздатності популяції. Розглянута послідовність і засади, за якими відбувається локальне самовідновлення. Зроблено висновок про імперативну роль віталітетного складу популяції і ефектів групи в цьому процесі.

**Ключові слова:** локальна популяція, субпопуляційний локус, життєвість, життєздатність, самовідновлення

З точки зору перспектив збереження біорізноманіття в умовах посиленого антропогенного впливу популяційні дослідження мають особливе значення. Разом з тим, здебільшого вони акцентовані на аналізі змін, спричинених господарською діяльністю, є нетривалими й відображають стан популяцій на момент обліків, або протягом кількох років. До того ж, за фоном антропогенних впливів важко відокремити ті природні зміни, які є проявами природної автокорекції складу популяції. Визнання наявності механізмів такої автокорекції робить очевидною необхідність пошуку системних елементів, з яких відбувається “самоскладання” популяцій після порушень. Але, це потребує детальних багаторічних спостережень на популяційному та елементному (субпопуляційному) рівнях.

Відтак, тривалі дослідження на постійних пробних ділянках є невід’ємним прийомом адекватного популяційного аналізу. Звісно, що, навіть технічно, їх складно реалізувати в широких масштабах. Тому, доцільно обмежитися вивченням окремих характерних (“модельних”) популяцій (Малиновский, 1987). У цій статті наведені результати багаторічних експериментів і спостережень за параметричною динамікою та закономірностями самовідновлення популяції *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*) в умовах заповідання. У контексті досліджень ми розрізняли ефект самопідтримання, як сукупність процесів, що забезпечують безперервність існування і збереження оптимальної структури популяцій в поколіннях і ефект самовідновлення, завдяки якому відбувається відновлення базових ознак системної структури популяцій після її тотального розпаду або знищення.

## Матеріали та методика досліджень

Трав'яний багаторічник, *Soldanella hungarica*, є типовим представником неявнополіцентричних біоморф (Ценопопуляції растений ..., 1976), звичайним компонентом екосистем верхнього лісового, субальпійського та альпійського рослинних поясів Карпат.

Наші дослідження розпочаті в 1974 р. на біостаніонарі “Пожижевська” Інституту екології Карпат НАН України в Чорногорі (Українські Карпати). Тут, на сімдесяти пробних ділянках висотного профілю 920-2060 м н. р. м., розташували дослідницькі трансекти, 25-100 м<sup>2</sup> кожна. Таку їх площу рекомендовано для польових досліджень рослинних популяцій (Малиновский, Работнов, 1974). За результатами фенетичного аналізу, на цьому висотному профілі сформувалася типова континуальна природно-історична популяція *S. hungarica* (Жиляєв, 1994). У свою чергу, вона складається з більш простих, дискретних популяцій, генетичні стосунки між якими відбуваються за донорно-акцепторними засадами. У межах своїх екосистем, вони є частково ізольованими (Жиляєв, 1991) і за багатьма критеріями нагадують локальні популяції за класифікацією К. А. Малиновського (Малиновский, 1987).

У контексті наших досліджень ставили за мету знайти ділянки, які не тільки нині, але й у минулому не зазнавали антропогенних навантажень. Річ у тім, що після організації біостаніонару “Пожижевська” (1956 р.) на його території (8 га) була припинена будь-яка господарська діяльність. Але за цими межами, вона мала місце аж до організації в 1974 р. Карпатського державного заповідника (нині Карпатський національний природний парк). Натомість, лісові й чагарникові екосистеми завжди залишалися малоприсадибними для традиційних тут форм господарського використання. Відтак, популяції у складі їхніх угруповань і донині знаходяться в своєму природному стані.

Постійні пробні площі були закладені в усіх локальних популяціях *S. hungarica* на висотному профілі 960-1650 м н. р. м. У цій статті йдеться про одну з таких популяцій – в екосистемі смерекового лісу південних відрогів гори Брескул (1400 м н. р. м.). У межах свого просторового контуру вона входить до декількох рослинних угруповань. Відтак, не було необхідності проводити синхронні дослідження в кожному з них. Угруповання (*Piceetum luzulosum*) згадується нами для конкретизації місця знаходження дослідної трансекти. Воно належить до асоціації вологих мезотрофних смерекових лісів, у трав'яному покриві яких переважають ожика лісова (*Luzula sylvatica* Huds.), чорниця (*Vaccinium myrtillus* L.), квасениця звичайна (*Oxalis acetosella* L.) (Малиновский, Царик, Коржинский, 1984).

Трансекта має площу 50 м<sup>2</sup>, з відповідною кількістю елементарних облікових майданчиків по 0,5 м<sup>2</sup> (1 × 0,5 м). Тут, в масштабі 1 : 10, щорічно картували просторові позиції субпопуляційних локусів, з відмітками про зміни їх групових та індивідуальних ознак (віталітетного й вікового складу, щільності, життєвості тощо) *S. hungarica*. Під час досліджень ми базувалися на загальних методиках популяційного аналізу рослин, які не потребують окремих

пояснень (Работнов, 1960 а, б; Григорьева, 1986; Ценопопуляції растений ..., 1976, 1988; Злобин, 1989; Жукова, 1995; Falińska, 2002).

У дослідженнях диференціювали життєвість особин – як дискретну й незворотну ознаку, що характеризує їхній потенціал до розвитку, і життєвий стан, як континуум частково зворотної мінливості індивідуальних кількісних ритмологічних ознак (Жиляєв, 2005). Рівні життєвості позначали як: “**Ж-1**” (високий); “**Ж-2**” (середній); “**Ж-3**” (низький) (Уранов, 1960). Ідентифікацію вікових станів і рівнів життєвості здійснювали за ключовими ознаками *S. hungarica* (Жиляєв, 2005). Депресивний, рівноважний і процвітаючий віталітетні типи обґрунтовані за індексом якості “**Q**” (Злобин, 1989, 2009).

Онтогенетичний (віковий) стан особин позначали індексами: “**se**” – на-сіння; “**p**” – проростки; “**j**” – ювенільні; “**im**” – іматурні; “**v**” – віргінільні; “**g<sub>1</sub>**” – молоді генеративні; “**g<sub>2</sub>**” – зрілі генеративні; “**g<sub>3</sub>**” – старі генеративні; “**ss**” – субсенільні; “**s**” – сенільні (Уранов, 1973). Відомо (Жиляєв, 2005), що тривалість цих вікових станів, як і онтогенезу загалом, у *S. hungarica* не є сталими. Але за середніми показниками, залежно від життєвості особин, їх онтогенез становить близько 40-70 років (Жиляєв, 1986).

Об’єктами спостережень були особини (прості, множинні, синкондивіди) і субпопуляційні локуси *S. hungarica* – дискретні скупчення особин, які сформувалися в межах популяційного поля природним шляхом (Жиляєв, 2010). За розмірно-просторовими критеріями їх диференціювали на малі (до 1 м діаметром) і великі (понад 1 м діаметром). Утім, вони не обов’язково є ідентичними за іншими формальними й функціональними ознаками (Смирнова, 1994; Zhilyaev, 2011 b).

Було закладено окрему трансекту 5 × 13 м (65 м<sup>2</sup>) з відповідним числом елементарних квадратів, площею 1 м<sup>2</sup> кожний (рис. 1). Її загальний розмір (50 м<sup>2</sup>) і розміри кожного з експериментальних варіантів (4-5 м<sup>2</sup>) відповідають методичним рекомендаціям (Юнатов, 1964; Малиновский, Работнов, 1974). Заздалегідь тут провели облік стандартних демографічних і віталітетних показників, маркування й картування просторового розташування особин і локусів *S. hungarica*. Після цього, у 1975 р., на п’яти центральних квадратах трансекти (тип ділянки **T-1**) були викопані всі рослини. Це є імітацією реальних ситуацій, які виникають у лісових екосистемах унаслідок природних процесів (вивал дерев, діяльність рийних тварин) (Жиляєв, 2005).

У результаті, кожен із центральних квадратів – **T-1** (С-III, С-V, С-VII, С-IX, С-XI), був оточений неушкодженими ділянками чотирьох типів:

**T-2** (З-V, С-VI, С-VIII, С-X) – контактують з ушкодженими ділянками з двох боків;

**T-3** (В-III, В-V, В-VII, В-IX, В-XI, С-II, С-XII, D-III, D-V, D-VII, D-IX, D-XI) – контактують з ушкодженими з одного боку;

**T-4** (В-II, В-IV, В-VI, В-VIII, В-X, В-XII, D-II, D-IV, D-VI, D-VIII, D-X, D-XII) – контактують лише в одній-двох точках по кутах квадратів;

**T-5** (від А-I до А-XIII, від Е-I до Е-XIII, В-I, С-I, D-I, В-XIII, С-XIII, D-XIII) – не контактують з ділянками **T-1**.

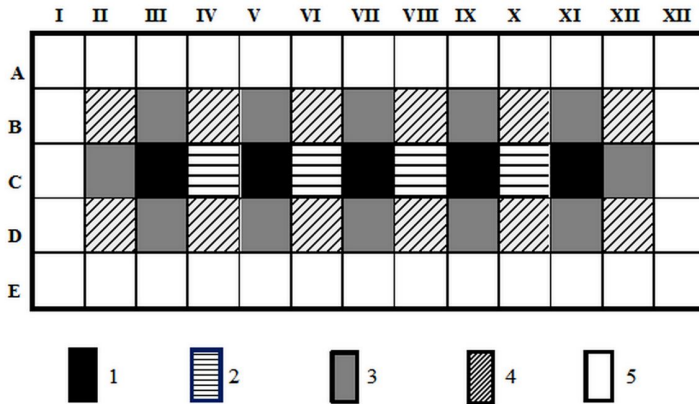


Рис. 1. Схема експериментальної ділянки для вивчення процесів локального самовідновлення в популяції *S. hungarica* Simonk. Типи ділянок: 1 – Т-1; 2 – Т-2; 3 – Т-3; 4 – Т-4; 5 – Т-5. Координатна сітка ділянок позначена горизонтальним цифровим рядком – I-XIII і вертикальним рядком літер – А-Е.

За відсотковим співвідношенням частка кожного типу ділянок (Т-1, Т-2, Т-3, Т-4, Т-5) становить 8%, 6%, 18%, 18% і 50%, відповідно. Окрім зовнішнього, територіально безперервного типу (Т-5), квадрати інших типів у межах трансекти є дискретними регулярними (такими, що повторюються з однаковою періодичністю) фрагментами. Така схема експерименту дозволяла, на відносно невеликій площі, спостерігати характерні етапи локального самовідновлення популяції *S. hungarica* після порушень.

### Результати досліджень та їх обговорення

Відомо, що механізми авторегуляції природних популяції *S. hungarica* залишаються ефективними за будь-яких змін під час дії природних факторів (Жукова, 1995; Zhilyaev, 2008, 2011 a, b). Особлива роль належить субпопуляційним локусам, які оперативнo реагують на зміни в розподілі мікроумов у популяційному полі та впливають на формування загальних алгоритмів самовідновлення частково деградованих популяцій (Жиляєв, 2007). Хоча, теоретично можна уявити самовідновлення і від окремої рослини або, навіть, насінини, але факти такого самовідновлення до рівня природних популяцій поки невідомі. У цьому зв'язку постає питання щодо можливості та закономірностей самовідновлення власне самих локусів після їх тотального знищення.

За своєю динамікою, онтогенетичним і віталітетним складом популяція *S. hungarica* була, і весь час залишалася, процвітаючою (у співвідношенні Ж-1 : Ж-2 : Ж-3 = 6 : 4 : 1), дефінітивною, нормальною повночленною, середньовіковою (рис. 2). Це цілком відповідає базовому типу онтогенетичного та віталітетного спектра лісових популяцій *S. hungarica* в Карпатах (Жиляєв, 1985). У них має місце регулярне вегетативне та насіннєве оновлення й флуктуаційна динаміка чисельності населення з періодом 11-13 років (рис. 3).

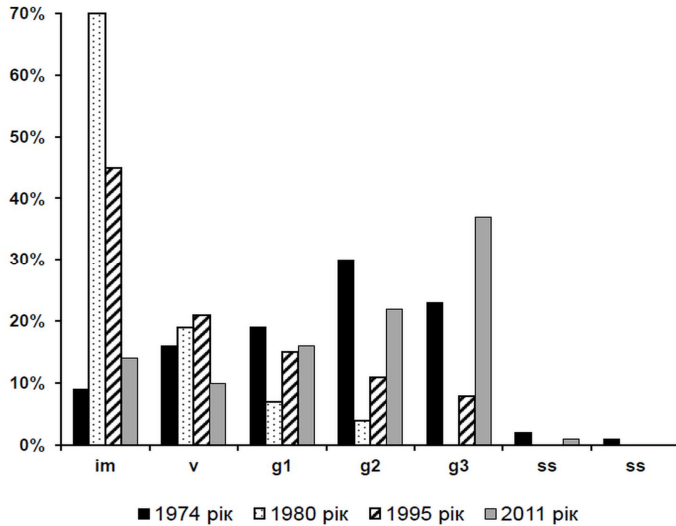


Рис. 2. Характерні зміни онтогенетичного складу *S. hungarica* Simonk. на експериментальних ділянках.

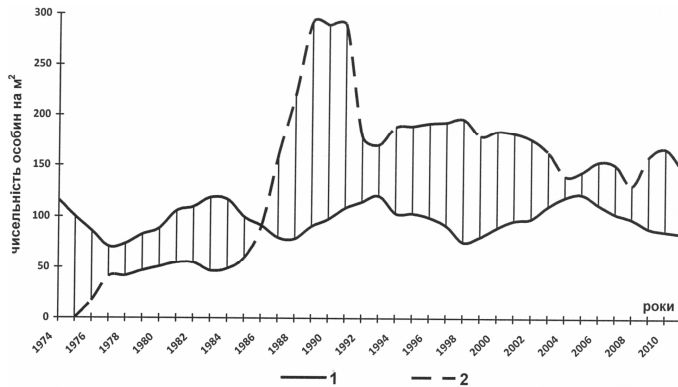


Рис. 3. Коридор коливань (заштрихований) між чисельністю особин у популяції *S. hungarica* Simonk. і на експериментальних (Т-1) ділянках (1974-2011 рр.): 1 – динаміка чисельності в популяції; 2 – динаміка чисельності на експериментальних ділянках.

Цьому сприяє висока чисельність особин, здатних до репродукції (v-g<sub>3</sub>), яка за роки спостережень не була меншою за 67 шт./м<sup>2</sup>. Репродуктивний резерв популяції формують численні бруньки вегетативного поновлення, пул тимчасово неквітучих генеративних і квазісенільних особин, а також особин у стані тимчасового спокою. Для прикладу, тимчасово неквітучі становлять 45-63% кількості генеративних особин, а періодичність їх активізації визначає закономірності популяційної динаміки.

Нагадаємо, що за своїми базовими критеріями ця популяція має статус еталонної (Жиляєв, 2005). Відповідно до кожного з рівнів життєвості в ній реалізуються три базові варіанти синонтогенезу зі збалансованою зміною покоління. Оскільки ці питання вже висвітлені в наших публікаціях (Жиляєв, 1986; Жиляєв, 2005 та ін.), у цій статті ми звертаємося до них лише в аспекті змін на експериментальних ділянках. Звертаємо увагу, що за всі роки спостережень, за будь-яких змін у дії зовнішніх (погодних) або внутрішніх (локальні порушення популяційного поля) факторів, динаміка ознак на популяційному рівні незмінно залишалася періодичною (флуктуативною). Це видно з наведених у статті ілюстрацій щодо базових ознак на популяційному та локальному рівнях.

Дуже швидко після початку експерименту (уже наприкінці сезонної вегетації 1975 р.), завдяки активізації генеративних особин популяційного резерву (тимчасово нектівуючих и квазісенільних) на сусідніх, неушкоджених, ділянках (Т-2, Т-3, Т-4), сформувалося значно більше (на 17-25%) квіткових бруньок, ніж у середньому в популяції. Це стало першою помітною реакцією на порушення, яка в кінцевому результаті позитивно вплинула на локальний урожай насіння (Жиляєв, 2005).

У подальшому (від 1976 р.) на експериментальних ділянках поступово мобілізувалися й інші елементи репродуктивного резерву. Як результат, 80-97% квазісенільних, тимчасово нектівуючих генеративних особин та особин у стані глибокого спокою перейшли до активного стану. У той же час не відбувалося закономірних змін показників індивідуального рівня (потенційної і реальної насіннєвої продуктивності, відсотка плодоцвітіння, кількості генеративних пагонів на особину тощо). Тим не менше, завдяки згаданим вище ефектам групи (Титов, 1976, 1978; Жиляєв, 2005), урожай насіння *S. hungarica* на дослідній трансекті збільшився майже на порядок (у 9,3 рази). Хоча рівень і форми прояву цих ефектів не є універсальними для різних популяцій, діапазони надіндивідуальних змін завжди перевищують індивідуальні (Жиляєв, 2005).

Цікавим і досить несподіваним було те, що через півтора-два роки ідентичний процес репродуктивної активізації починається і на більш віддалених ділянках Т-5, які не мають спільних просторових меж з ушкодженими (Т-1). Поки немає відомостей щодо засад трансляції інформації в популяційному полі, ми не робимо жодних припущень з цього приводу, а лише констатуємо стереотипність та адекватність реакцій на збурення, як на ближніх, так і на віддалених ділянках трансекти.

Але, лише в перші 3-6 років після стресу надійність насіннєвого відновлення забезпечується пулом особин популяційного резерву. Згодом, їх активність затухає і вони знову повертаються до стандартної періодичності в змінах свого активного й пасивного станів (Zhilyaev, 2011 a). Спочатку це відбувається на сусідніх (Т-2, Т-3, Т-4), а ще за два-три роки – і на віддалених ділянках Т-5, де особини активізувалися пізніше. У цей час навіть високий урожай насіння на ділянках Т-5 не повністю компенсує його зменшення на ділянках Т-2, Т-3, Т-4. Тому, на загал, надходження інвазійного насіння на ушкоджені території, поступово зменшується. Відповідно змінюється його роль у процесах

відновлення. Проте, за 6-9 років від початку експерименту на ділянках **T-1** з'являються перші власні репродуктивні ( $g_1$ ,  $g_2$ ) генети *S. hungarica*, які поступово компенсують затухання інвазійного притоку насіння (рис. 4).

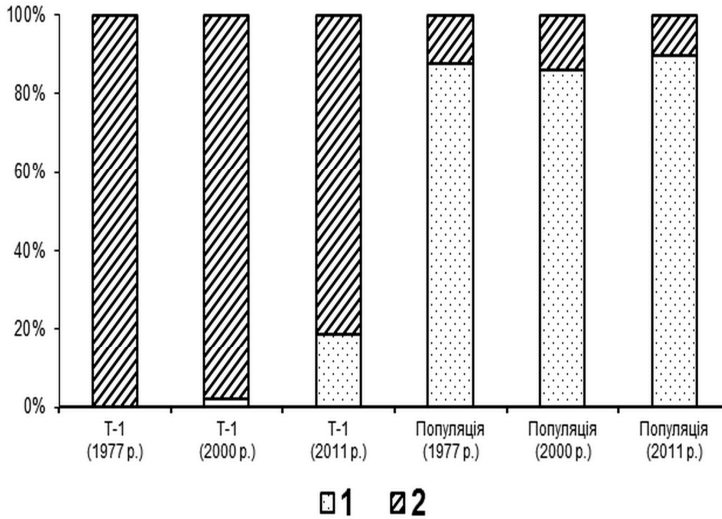


Рис. 4. Зміни співвідношень рамет (1) і генет (2) у процесі самовідновлення на експериментальних ділянках популяції *S. hungarica* Simonk.

Зміни стереотипу в послідовності вікових станів і прискорення темпів власного розвитку таких генет є проявом темпоральних модифікацій синонтогенезу (Жиляєв, 2005). У результаті, вже за 6-9, а не за 13-28 років, як в нормі (Zhilyaev, 2011 b), на порушених ділянках стабілізується група молодих і зрілих генеративних генет. Тобто, у цьому випадку, темпи їх розвитку перевищують середні в популяції щонайменше в 2-3 рази. Принагідно зауважимо, що це явище локального характеру, яке поступово затухає за межами дослідної трансекти і не поширюється на всю популяцію *S. hungarica*, яка незмінно функціонувала в своєму фоновому режимі.

Утім, аж до 1995-1998 рр. онтогенетичний спектр на зруйнованих ділянках **T-1** ще зберігав ознаки інвазійного (рис. 2). Одночасно, унаслідок вищезгаданих відновлювальних процесів, чисельність особин тут швидко підвищувалася, а в 1989 р. досягла свого абсолютного максимуму (293 шт./м<sup>2</sup>). Це майже втричі перевищує середньопопуляційну чисельність за час спостережень. Цікаво, що такий підйом локальної чисельності та активізації репродуктивних особин відбувається незалежно від флуктуаційної динаміки решти популяції. Наприклад, у 1977 р., коли чисельність особин у популяції зменшилася до своєї нижньої межі, на ділянках **T-1** вона продовжувала збільшуватися за рахунок проростків, ювенільних та іматурних особин (рис. 3). У цей період, за базовими ознаками – співвідношенням між раметами й генетами (рис. 4), онтогенетичним (рис. 2) і віталітетним (рис. 5) складом, ці ділянки принципово відрізняються від іншої частини популяції.

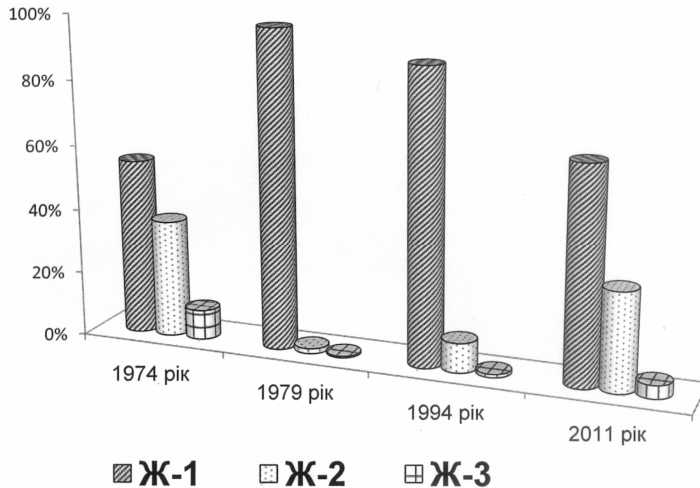


Рис. 5. Формування віталітетного складу на дослідних ділянках у популяції *S. hungarica* Simonk.

Безперечно, активне поповнення молодими особинами є позитивним фактором, який сприяє відновленню в ушкодженій частині популяції *S. hungarica*. Але, лише в перші 3-5 років це є виключним наслідком активізації генеративних особин на сусідніх ділянках. Згодом цей процес, як і приток інвазійного насіння *S. hungarica*, вщуває до рівня популяційної норми. Утім, вже завдяки власному репродуктивному потенціалу відновлення на дослідних ділянках продовжується. У цей період воно базується на особинах **Ж-1**, яким притаманна більша репродуктивна здатність і темпи післяембріонального розвитку (Жиляєв, 2005). Тоді їх частка на порушених ділянках досягає 98%. Але в подальші роки вона поступово зменшується й стабілізується на рівні 65-67% (рис. 5). Саме така віталітетна структура притаманна популяціям *S. hungarica*, які не відчувають дефіциту просторового ресурсу (Жиляєв, 2005).

Можна констатувати, що хоча зараз, майже через сорок років після фрагментарних порушень популяції *S. hungarica*, на дослідних ділянках відбулися безумовні позитивні зміни, але вони й досі не відновилися до свого первісного стану. Це стосується віталітетного й онтогенетичного складу (рис. 2, 5), але ще більше – відновлення співвідношень між особинами насінневого (генетами) і вегетативного (раметами) походження (рис. 4). Останнє складно пояснити лише змінами варіантності онтогенезу (Жиляєв, 1986). Можливо, що відмінності в локусах **Т-1** – це лише тимчасовий, залишковий ефект надто короткої історії їхнього відновлення.

Незважаючи на істотні зміни, які спостерігали в ході локального самовідновлення популяції *S. hungarica*, пріоритет насінневого поновлення зберігався весь час. В узагальненому вигляді процес самовідновлення має кілька етапів. На першому відбуваються швидка мобілізація репродуктивного резерву на неушкоджених ділянках (**Т-2**, **Т-3**, **Т-4**) і формування інвазійного потоку



їх насіння на uszkodжені (Т-1). Це не залежить від протяжності суміжних меж (Т-2, Т-3, Т-4) з ділянками Т-1. Більше того, із запізненням в один-два роки, аналогічні реакції починаються і на віддалених ділянках (Т-5), які не контактують з uszkodженими Т-1.

Оскільки *S. hungarica* не формує ґрунтового банку насіння, її самовідновлення на uszkodжених ділянках на цьому етапі відбувається за інвазійним принципом, від ефективності якого залежить поява тут власних репродуктивних особин. В умовах, коли гострої конкуренції за життєвий простір ще немає, насіння високої життєвості має переваги в інтенсивності проростання, рівні виживання й швидкості подальшого розвитку (Жиляєв, 2005). Зрештою, саме це призводить до абсолютного домінування на uszkodжених ділянках таких особин. Тим не менше, сталої фракції репродуктивних особин на ділянках Т-1 на цей момент немає, а відтак, немає і самопідтримання, як незалежного процесу збалансованої зміни поколінь (Малиновский, Работнов, 1974; Смирнова, 1987). Оскільки активізація генеративних особин на ділянках Т-2, Т-3, Т-4, Т-5 є досить нетривалою, їхня роль у формуванні інвазійного потоку поступово зменшується до фонового рівня.

Згодом на uszkodжених ділянках з'являються власні репродуктивні особини, які частково компенсують послаблення інвазійного притоку насіння (рис. 2). Але, вже за 6-12 років інвазійне відновлення на дослідних ділянках остаточно втрачає свій пріоритет. У цей час загальна щільність особин тут уже в 2-3 рази перевищує середньопопуляційну. Це результат чисельного переважання генет, які за своїм репродуктивним потенціалом перевищують можливості рамет (Жиляєв, 2005). Можна припустити, що саме конкурентна надмірність демографічного тиску в умовах прогресуючого дефіциту життєвого простору згодом спричинює перехід значної (40-90%) частини генеративних особин до неактивного стану – спокою або тимчасово неквітучого. У цих умовах віталітетна група Ж-1 втрачає свої переваги й частково замінюється більш компактними особинами Ж-2 і Ж-3 (рис. 5).

Цікаво, що аналогічна картина зменшення генеративної активності особин на ділянках Т-1 поширюється на суміжні ділянки, які не зазнали порушень. Але це збурення не має подальшого продовження, а за рік-два генеративні особини знову повертаються до свого нормального стану. Саме на цьому етапі самовідновлення онтогенетичний спектр на ділянках Т-1 поступово набуває ознак нормального, моноцентричного, лівостороннього, але тимчасово неповночленного (рис. 2).

Зауважимо, що внаслідок віталітетної диференціації, яка має місце вже на рівні насіння та імовірнісних принципів його розподілу в період інвазійного заселення, між конкретними ділянками (С-III, С-V, С-VII, С-IX, С-XI) є деякі відмінності за темпами відновлення, віталітетним і демографічним складом. Утім, на момент останніх обліків, у жовтні 2011 р., ця різниця вже практично нівелювалася. Проте вони й досі не повернулися до свого вихідного стану на момент початку експерименту в 1974 р. Зараз тут майже вдвічі переважають особини Ж-1, а чисельність особин Ж-3 є меншою від середньої

в популяції на 1,5-4% (рис. 5). Натомість в онтогенетичних спектрах максимум припадає не на зрілі, як у популяції, а на старі генеративні особини (рис. 2). Оскільки за цими, базовими, ознаками ділянки **T-1** ще не цілком відповідають вихідним (популяційним), їхній нинішній стан не можна інтерпретувати як остаточне відновлення.

Досліджений алгоритм локальної регенерації *S. hungarica* навряд чи є цілком універсальним. Швидше за все він відповідає локальним популяціям *S. hungarica* з регулярним насінневим поновленням, які переважають у лісових і гірськососнових екосистемах. Натомість на альпійських і субальпійських луках, де через низку обмежень насіннєве розмноження *S. hungarica* є епізодичним або випадковим (Жиляєв, 1985), самовідновлення після аналогічних порушень є досить проблематичним.

Цілком вірогідно, що у випадках загальних, а не локальних порушень процес самовідновлення популяцій *S. hungarica* буде відбуватися на інших засадах, ніж ті, що були виявлені нашим експериментом.

### Висновки

Результати експериментів і багаторічних спостережень на постійних пробних площах дають підстави констатувати, що хоча наслідки локальних порушень у популяції *S. hungarica* є принципово зворотними, її самовідновлення потребує тривалого періоду. Важливо, що в цьому процесі беруть участь особини з прилеглих ділянок. Власне такі ефекти групи, як активізація особин популяційного резерву й формування інвазійного потоку насіння, визначають успіх самовідновлення ушкоджених фрагментів. Регулярні локальні порушення не впливають на загальний стан і функціонування популяції *S. hungarica*. Більш того, як і аналогічні порушення природного характеру (Жиляєв, 2005), вони навіть сприяють фрагментарному омолодженню природних популяцій.

В усіх випадках локальні порушення є своєрідним “вмикачем”, який посилює репродуктивну активність особин на прилеглих ділянках. Саме вони регламентують перший і найважливіший етап самовідновлення до моменту появи на зруйнованих ділянках власних репродуктивних особин.

Самовідновлення природних популяцій *S. hungarica* після порушень є тривалим процесом з не цілком очевидними результатами. Навіть за відсутності господарських навантажень на експериментальних ділянках самовідновлення поки що не відбулося. У кожному окремому випадку цей аргумент, а не можливі тимчасові господарські вигоди, повинен бути врахований під час прийняття рішень щодо можливостей і форм господарського використання природних популяцій.

---

ГРИГОРЬЕВА Н. М. Методика изучения пространственной структуры ценопопуляций // Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций. – М.: МГПИ, 1986. – С. 48-58.

ЖИЛЯЕВ Г. Г. Генетические взаимодействия и фенетические отношения популяций

- Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*) в Карпатах // Журн. общ. биол. – 1994. – 55, № 1. – С. 128-139.
- Жиляєв Г. Г. Жизнеспособность популяций растений. – Львов, 2005. – 304 с.
- Жиляєв Г. Г. Ценопопуляції *Soldanella hungarica* Simonk. Чорногірського хребта // Укр. ботан. журн. – 1985. – 42, № 4. – С. 27-30.
- Жиляєв Г. Г. Поліваріантність онтогенезу як механізм регуляції складу популяцій трав'янистих багаторчників в рослинних угрупованнях Чорногори // Укр. ботан. журн. – 1986. – 43, № 5. – С. 32-37.
- Жиляєв Г. Г. Проблеми визначення просторово-часових меж популяцій рослин // Укр. ботан. журн. – 1991. – 48, № 3. – С. 35-38.
- Жиляєв Г. Г. Самовідновлення популяцій *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*) у природних і похідних екотонах Карпат // Укр. ботан. журн. – 2007. – 64, № 5. – С. 651-660.
- Жиляєв Г. Г. Субпопуляційна структура, як функція віталітетного складу та її роль у саморегуляції популяцій *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*) // Укр. ботан. журн. – 2010. – 67, № 3. – С. 344-355.
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК “Ланар”, 1995. – 223 с.
- Злобин Ю. А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Бот. журн. – 1989. – 74, № 6. – С. 769-784.
- Злобин Ю. А. Популяционная экология растений. Современное состояние и точки роста. – Сумы: Университетская книга, 2009. – 264 с.
- Малиновский К. А. Задачи и методы изучения динамики популяций растений // Динамика популяций травянистых растений. – К.: Наук. думка, 1987. – С. 3-9.
- Малиновский К. А., Работнов Т. А. Изучение луговых биогеоценозов // Программа и методика биогеоценологических исследований. – М.: Наука, 1974. – С. 318-331.
- Малиновский К. А., Царик И. В., Коржинский Я. В. Антропогенные смены растительного покрова // Дигрессия биогеоценологического покрова на контакте лесного и субальпийского поясов в Черногоре. – К.: Наук. думка, 1976. – С. 7-41.
- Работнов Т. А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. – М., Л.: АН СССР, 1960 а. – 2. – С. 278-332.
- Работнов Т. А. Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений // Полевая геоботаника. – М., Л.: АН СССР, 1960 б. – 2. – С. 249-278.
- Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. – М.: Наука, 1987. – 208 с.
- Смирнова О. В. Синузильная организация устойчивого лесного фитоценоза // Восточноевропейские широколиственные леса. – М.: Наука, 1994. – С. 224-228.
- Титов Ю. В. Изучение взаимоотношений в элементарных группах // Проблемы аллелопатии. – К.: Наук. думка, 1976. – С. 96-98.
- Титов Ю. В. Эффект группы у растений. – Л.: Наука, 1978. – 151 с.
- Уранов А. А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. МОИП., отд. биол. – 1960. – 67, № 3. – С. 77-92.
- Уранов А. А. Большой жизненный цикл и возрастной спектр ценопопуляций цветковых растений // Тез. докл. V делегатского съезда ВБО. – К.: Наук. думка, 1973. – С. 217-219.
- ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ (основные понятия и структура) // Под ред. А. А. Уранова, Т. И. Серебряковой. – М.: Наука, 1976. – 217 с.
- ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ (очерки популяционной биологии) // Под ред. Т. И. Серебряковой, Т. Г. Соколова. – М.: Наука, 1988. – 184 с.

- ЮНАТОВ А. А. Заложение экологических профилей и пробных площадей // Полевая геоботаника. – 1964. – Т. 3. – С. 8-30.
- FALIŃSKA K. Przewodnik do badań biologii populacji roślin. – Warszawa: PWN, 2002. – 588 s.
- ZHILYAEV G. G. Spatial Structure as a Factor of Stability for Seed Regeneration in Ecotones // Contemporary Problems of Ecology. – 2008. – 1, № 4. – P. 454-458.
- ZHILYAEV G. G. Population and Subpopulation Dynamics of *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*) in Spruce Forests of Carpathians // Contemporary Problems of Ecology. – 2011 a. – 4, № 3. – P. 334-338.
- ZHILYAEV G. G. Vitality Composition and Role in Subpopulation Loci of *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*) in the Carpathians // Contemporary Problems of Ecology. – 2011 b. – 4, № 6. – P. 651-657.

**ЛОКАЛЬНОЕ САМОВОССТАНОВЛЕНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ *SOLDANELLA HUNGARICA* SIMONK. (*PRIMULACEAE*) В ЭКСПЕРИМЕНТЕ (УКРАИНСКИЕ КАРПАТЫ)**

Г. Г. ЖИЛЯЕВ

По результатам многолетнего эксперимента, на примере *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*), исследованы закономерности и определены характерные этапы самовосстановления ее модельной популяции после фрагментарных разрушений. Показано, что подобные воздействия не вызывают общей дестабилизации популяции. Подчеркнута особая роль виталитетного состава и эффектов группы в ее локальном самовосстановлении. Однако, это длительный процесс, требующий нескольких десятилетий.

**Ключевые слова:** природная популяция, субпопуляционный локус, жизнённость, самовосстановление

**LOCAL SELF-RECOVERY OF POPULATIONS *SOLDANELLA HUNGARICA* SIMONK. (*PRIMULACEAE*) IN THE EXPERIMENT (UKRAINIAN CARPATHIANS)**

G. G. ZHILYAEV

For *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*) as an example, for the results of long-term experiment of the trends and defined characteristic stages of self-regeneration of its modelling population after fragmentary destructions are revealed. It is shown that these effects do not cause general destabilization of the population. The special role of the vital composition and effects of bunch in processes of local self-regeneration of populations is emphasised. However, it is the long process demanding several decades.

**Key words:** natural population, subpopulation locus, vital power, self-regeneration

Надійшла 16.05.2012

Прийнята до друку 04.09.2012

Жиляєв Г. Г. Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, м. Львів, 79026, Україна; e-mail: ggz@mail.com

ZHILYAEV G. G. Institute of Ecology of the Carpathians NAS of Ukraine, 4 Kozelnytska St, Lviv, 79026, Ukraine; e-mail: ggz@mail.com